

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 631*452

МОЗАИЧНОСТЬ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ
И ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОЧВ

© 2011 г. М. А. Орлова¹, Н. В. Лукина¹, И. О. Камаев¹,
В. Э. Смирнов², Т. В. Кравченко¹

¹Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 117997 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32.

E-mail: Dr.M.Orlova@gmail.com

²Институт математических проблем биологии РАН, 142290 г. Пущино Московской обл.,
ул. Институтская, д.4

Поступила в редакцию 22.05.2011 г.

В статье развиваются представления о мозаичности лесных биогеоценозов, обусловленной влиянием биоты. Тессеры рассматриваются нами как элементарные единицы лесных биогеоценозов, на уровне которых реализуются взаимосвязи растительность–почвенная биота–почва. Диагностическим критерием плодородия почв, связывающим растения и почвенную биоту, является качество опада. Установлено, что в северотаежных лесах и лесах на северном пределе распространения почвы древесных тессер богаче элементами питания по сравнению с почвами межкрупных кустарничково-зеленомошных и лишайниково-зеленомошных тессер. Содержание элементов питания в почвах древесных (еловых или березовых) и разнотравных тессер сопоставимо. На примере еловых лесов показано, что уровень плодородия почв в древесных тессерах связан с возрастом деревьев, а также с формированием крон различного строения и плотности. На фоне повышенного содержания азота и доступных соединений кальция и марганца в органогенных горизонтах почв высокое содержание в них вторичных метаболитов, обусловленное составом опада, стволовых и кроновых вод, является причиной относительно низкой биомассы базидиомицетов в еловых тессерах по сравнению с межкрупными зеленомошно-кустарничковыми. Почвы сосновых тессер, напротив, отличаются высокой биомассой базидиомицетов по сравнению с межкрупными тессерами. Внутробиогеоценозическое пространственное размещение почвенной мезофауны, за исключением зоофагов, связано с тессерами, что обусловлено формированием опада и органогенных горизонтов почв специфического состава с различным содержанием вторичных метаболитов и регулированием древесными растениями внешних условий среды (например, уровня грунтовых вод).

Мозаичность лесных биогеоценозов, тессера, растительность, почвенная биота, почва.

Мозаичность является фундаментальным свойством лесного биогеоценозического покрова. Познание механизмов формирования мозаичности биогеоценозов необходимо для понимания закономерностей их функционирования и прогнозирования развития. Причиной мозаичности покрова может быть влияние как абиотических (рельеф, почвообразующие породы), так и биотических факторов. В настоящее время на лесных территориях наблюдается мозаика различных стадий дигрессионных и демулационных сукцессий, обусловленная действием природных

(геоморфологическое положение, состав почвообразующих пород) и антропогенных (промышленное загрязнение, рубки, пожары) факторов. Показано, что в условиях комбинированного действия воздушного загрязнения, пожаров и выборочных рубок в северотаежных ельниках и сосняках кустарничково-зеленомошных идентифицируются стадии зеленомошно-кустарничкового, луговиково-кустарничкового леса и вороничного редколесья [15].

На продвинутых стадиях развития леса представлены мозаикой сукцессионных стадий, обусловленной влиянием биоты, так называемых экосистемных инженеров [32]. Можно выделить несколько базовых концепций мозаичности лесных биогеоценозов и их отдельных компонентов:

* Работа выполнена при финансовой поддержке Гранта Президента РФ для молодых ученых МК-4046.2011.4, РФФИ (10-04-00213а), Программы Президиума РАН “Биологическое разнообразие”

лесная парцелла Н.В. Дылиса [5], лесные элементарные почвенные ареалы В.М. Фридланда [26], ценобиотическая микрогруппировка Л.Г. Раменского [23]. Известно довольно много работ по влиянию растений, регулирующих условия местообитания, на сообщества микроорганизмов [14, 17, 25, 38, 46]. Исследований, касающихся пространственного распределения почвенной мезофауны в связи с мозаикой растительности, значительно меньше [2, 30, 34]. Проблема взаимосвязей растительность – почвенная биота – почва является актуальной в связи с изучением мозаичности лесных биогеоценозов. Факторами, обуславливающими эти взаимосвязи, являются качество опада и плодородие почв. Цель данной статьи – дать анализ связей между мозаичностью лесных биогеоценозов, обусловленной биотой, и плодородием почв.

Для лесных биогеоценозов с учетом динамики развития древесных растений, которые являются ключевыми лесными видами, Н.В. Дылиса [5] обосновал целесообразность выделения внутрибиогеоценотической единицы – парцеллы. В лесах с выраженной вывально-мозаичной структурой выделяются древесная парцелла и парцелла “окна”. В настоящее время на значительных территориях доминируют таежные леса, в которых эта мозаика не выражена, поскольку преобладают биогеоценозы, созданные в результате прямых или косвенных антропогенных преобразований. Размеры и границы таких биогеоценозов определяются внешними воздействиями, обычно антропогенного происхождения. Эти биогеоценозы находятся на разных стадиях сукцессии, восстанавливаясь после нарушений (рубок, распахов, выжиганий, мелиорации и др.), если воздействие прекратилось, или продолжая деградировать, если антропогенное воздействие не прекратилось [3]. Доминирующими на значительных территориях типами лесов являются ельники кустарничково-зеленомошные и сосняки кустарничково-лишайниковые, формирующиеся на различных почвообразующих породах. В структуре этих лесов можно выделить подкروновые и межкروновые пространства с некоторыми элементами вывально-мозаичной структуры или без них.

Однако даже в случаях выраженной парцеллярной структуры парцеллы не являются однородными образованиями, в пределах парцелл могут быть выделены различные элементы. Так, в почвенных и растительных компонентах древесных парцелл можно различить отчетливые структуры, приуроченные к стволам деревьев, серединам и краям крон [8, 14, 16, 19]. Почвенный и растительный компоненты парцеллы “окна” ещё более

мозаичны. В “окнах” можно идентифицировать зеленомошные, лишайниковые, мелкотравные, высокотравные, папоротниковые компоненты биогеоценозов. В окнах формируется подрост древесных растений, который оказывает специфическое, отличное от взрослых растений, воздействие на почвы.

В лесном почвенном покрове, согласно существующим представлениям, распространены спорадически-пятнистые элементарные почвенные ареалы (ЭПА), обладающие гомогенным почвенным фоном, осложненным пятнами предельных структурных элементов (ПСЭ) [26]. ПСЭ не рассматриваются как элементарные почвенно-географические объекты, поскольку они обязаны своим происхождением биоте. К ним относят ветровально-почвенные комплексы, пятна зоогенно-перерытых почв, подзолистых почв на месте сгнивших пней, типичных подзолистых почв под кронами елей среди дерново-подзолистых почв межкроновых пространств и т.д. Однако эти элементы почвенной структуры отражают естественные динамические процессы в лесных биогеоценозах, комплекс ПСЭ и “гомогенного фона” представляет собой лесной почвенный покров в сукцессионном развитии. Поэтому гомогенный почвенный фон отражает лишь часть почвенного лесного покрова.

В растительном покрове Л.Г. Раменский выделял ценобиотические микрогруппировки, которые являются результатом специфического воздействия определенных растений на внешние условия. Эти растения, “поселившись и заняв известную площадь, так сильно влияют на режимы воздушной и почвенной среды, что в значительной мере вытесняют некоторые другие виды и уживаются с видами, для которых эти вновь созданные условия, наоборот благоприятны” [22, стр. 240]. В качестве примеров, Л.Г. Раменский приводил различную растительность под кронами ели, березы и ольхи серой, заросли папоротника-орляка в борах, подушки торфяного мха на северных суходольных лугах.

Полагают, что почвенная биота формирует пространственную внутрибиогеоценотическую мозаику, связанную с влиянием растительности. Получены свидетельства влияния мозаики растительности (около 70% вариации) на плотность и видовое разнообразие почвенной мезофауны в луговых экосистемах Амазонии [34], а также на сообщества почвенных микроартропод в арктических экосистемах [30]. Проблема взаимосвязи “почвенная мезофауна – растительность” на внутрибиогеоценотическом уровне весьма актуальна

и для лесных биогеоценозов, однако работы, в которых этот вопрос поднимается, очень немногочисленны. На примере лесов Кандалакшского заповедника показано, что численность и биомасса почвенной мезофауны под елью были ниже, чем в межкрупных пространствах [2]. А.Д. Покаржевский с соавторами также указывали на возможную роль древесных растений в пространственном размещении почвенной мезофауны [20].

Для поиска взаимосвязей “растительность – почвенная биота – почва” решающее значение имеет выбор элементарной единицы лесного покрова, на уровне которой они реализуются. Парцелла включает в себя все эти компоненты, однако не является элементарной единицей биогеоценоза. Нами развиваются представления о такой элементарной единице лесного покрова, как тессера [8, 10, 31]. По нашим представлениям, лесные парцеллы, слагающие биогеоценозы, состоят из тессер (микропарцелл) [13]. В лесах с невыраженной вывально-мозаичной структурой тессеры слагают биогеоценозы. Х. Йенни, который впервые использовал этот термин для ландшафтов, понимал тессеру как элемент ландшафта, существующий в трех измерениях и включающий почву, растительность, почвенную биоту [31]. Он предлагает принимать за тессеру единицу произвольной площади и формы, которые удобны для тех или иных целей (“operational considerations”). Л.О. Карпачевский развивает понятие тессеры как почвенного компонента парцеллы [8].

По нашим представлениям тессера – элемент мозаики всего лесного биогеоценозического покрова. С учетом фундаментальной роли растений как продуцентов органического вещества, площади и формы тессеры идентифицируются по доминирующим растениям, то есть по растительному компоненту, который соответствует понятию ценобиотической микрогруппировки Л.Г. Раменского. В название могут включаться и другие признаки, относящиеся, в основном, к проявлениям воздействия древесных растений, например, еловая брусничная приствольная, еловая кустарничково-зеленомошная середины кроны, тессера бугров и западин, зеленомошные тессеры на валеже определенной стадии разложения [13]. Для того чтобы выявить взаимосвязи “растительность – почвенная биота – почва” в тессерах, необходимы специальные исследования; при этом важным моментом является выбор информативных параметров.

Существует связь между составом растительных сообществ, почвенной биоты и плодородием почв, которая выражается в формировании гумуса

трех типов: мор, модер и мулль. Растительность в экосистемах с гумусом типа мор представлена мохообразными, вересковыми кустарничками, в этих экосистемах распространены лишайники. Мор встречается и в сосновых и еловых лесах, формирующихся в жестких климатических условиях. Бедность элементами питания обуславливает низкую продуктивность и небольшое количество опада. Характерной чертой этих экосистем является иммобилизация элементов питания в растительности [21, 41]. Гумус мор характеризуется практически полным отсутствием сапрофагов – разрушителей опада, преобладанием микроартропод и низкой активностью грибов белой гнили. Биологическая активность гумуса мор очень низкая, формируются эндомикоризы с аскомицетами вересковых и арбутоидная микориза, например, у толокнянки [43, 44]. Все аскомицеты эффективно используют органический азот, в результате чего растения-хозяева обеспечиваются минеральным питанием, несмотря на очень низкую скорость минерализации. Растения этих экосистем продуцируют устойчивые к разложению и часто токсичные вторичные метаболиты [39], что способствует низкому уровню биоразнообразия.

Гумус модер формируется в лиственных и хвойных лесах с относительно небогатым составом напочвенного покрова и бедной элементами питания подстилкой. Органическое вещество аккумулируется в подгоризонтах L, F, H, отличающихся по степени разложения растительных остатков. Биомасса микроорганизмов представлена в основном грибами, продуцирующими сильные органические кислоты и антибиотики, угнетающие бактерии. Элементы питания секвестрируются в разлагающихся растительных остатках, копролитах эпигейной фауны и грибах (в основном эктомикоризные базидиомицеты). В современных лесах гумус модер связывают в основном с доминированием энхетреид, коллембол и клещей [41], в чьих копролитах не происходит матричной фиксации органического вещества из-за низкой зольности [9]. Такие важные почвообразователи как дождевые черви лимитированы высоким содержанием вторичных метаболитов (полифенолы, танины, лигнины) в опаде растений, в этой группе широко представлены эпигейные или подстилочные виды, например, *Dendrobaena octaedra* Savigny (1826). В целом, среди мезофауны преобладают животные со смешанным типом питания, включающим сапрофагию. Азота в модере много, но он связан в протеиновых комплексах (мертвые стенки грибов, кутикула животных, танин-протеиновые комплексы). Мобилизация этого элемента во

многим происходит благодаря почвенным животным, которые в бореальных лесных экосистемах высвобождают до 49% азота, содержащегося в грибах и бактериях [40].

Гумус мулль формируется в лиственных и смешанных хвойно-широколиственных лесах с богатой питательными элементами растительностью. Мулль ассоциируется с плодородными почвами, обильным и разнообразным травяным покровом, играющим значительную роль в сохранении богатого почвенного сообщества живых организмов. Экосистемы с гумусом мулль характеризуются быстрым круговоротом элементов питания, поскольку листовая опад быстро исчезает под влиянием крупных беспозвоночных-сапрофагов и/или грибов белой гнили, и образованием устойчивых макроагрегатов из гумифицированного органического вещества и минеральных частиц, во многом благодаря деятельности дождевых червей. Живые организмы и корни растений локализируются в горизонте А. Присутствуют и сапротрофные, и микоризные (везикулярно-арбускулярная эндомикориза, сформированная зигомицетами) грибы, а также обильны бактерии. Фауна гумуса мулль отличается высоким видовым богатством и биомассой, включая макрофауну (кроты), мезофауну (дождевые черви, моллюски, личинки насекомых), микрофауну (коллемболы, клещи, энхетреиды), нематод и простейших [41].

Тип гумуса обусловлен качеством растительного опада и связанным с ним составом почвенной биоты и может изменяться в ходе как эволюции, так и сукцессии. Полагают, что длительное существование современных экосистем с гумусом мор возможно только благодаря периодическому действию сильных нарушающих факторов (например, пожары) и циклическим сукцессиям [35, 33]. В ходе аутогенных сукцессий при возрастании участия растений, отличающихся быстрым ростом и быстроразлагающимся опадом, богатым минеральными элементами и характеризующимся относительно низким содержанием вторичных метаболитов, изменяется состав почвенной фауны и микроорганизмов, что приводит к трансформации типа гумуса.

В ходе аутогенных сукцессий в северотаежных лесах наблюдаются следующие закономерности изменения кислотности и плодородия почв [14]:

- кислотность органогенных горизонтов почв сосновых лесов возрастает, а в еловых лесах снижается; в минеральных горизонтах содержание кислотных компонентов почв увеличивается как в сосновых, так и еловых лесах;

- происходит накопление углерода, азота и содержание доступных соединений К, Р, Са, Mg, S, Mn в почвах. Отношение C:N в органогенных горизонтах сужается от 45 в сосновых лесах до 25 на наиболее продвинутой стадии сукцессии еловых лесов;
- происходит накопление гумуса;
- происходит увеличение численности и биомассы микроорганизмов.

При сравнении почв еловых и сосновых лесов, формирующихся на одних и тех же почвообразующих породах, выявлено, что плодородие почв ельников лишайниковых, кустарничково-зеленомошных, мелкотравно-зеленомошных значительно выше, чем сосняков лишайниковых, кустарничково-лишайниковых и кустарничково-зеленомошных.

Таким образом существование связей между составом растительных сообществ, почвенной биоты и плодородием почв на уровне биогеоценозов не вызывает сомнений. Однако открытым остается вопрос о существовании таких связей внутри биогеоценозов на уровне тессер. Взаимосвязи “растительность – почвенная биота – почва” в тессерах реализуются через растительный опад, из которого формируются почвенное органическое вещество и органогенные горизонты, являющиеся основным источником минерального питания растений в таежных лесах, и который служит источником энергии для почвенной биоты. Информативными интегральными показателями этих взаимосвязей в тессерах являются характеристики плодородия почв, формирующегося с участием, как растений, так и почвенной биоты. К таким характеристикам можно отнести мощность гумусового горизонта, содержание гумуса в аккумулятивно-гумусовом горизонте. Диагностическим критерием плодородия почв является качество опада, включающее в себя два компонента – элементы питания и вторичные метаболиты [27]. Различные виды растений формируют опад различного качества. Потенциально доступными для растений формами элементов являются водорастворимые, обменные и часть органических соединений [1, 6, 18, 36, 42]. Содержание доступных для биоты соединений элементов питания, обусловленное влиянием опада растений разного состава, регулирует скорость разложения органического вещества: если на начальных стадиях разложения (разложение целлюлозы) накопление азота и фосфора способствует разложению, то на стадии лигнина эти элементы оказывают обратное воздействие из-за угнетения грибов белой гнили. При этом кальций способ-

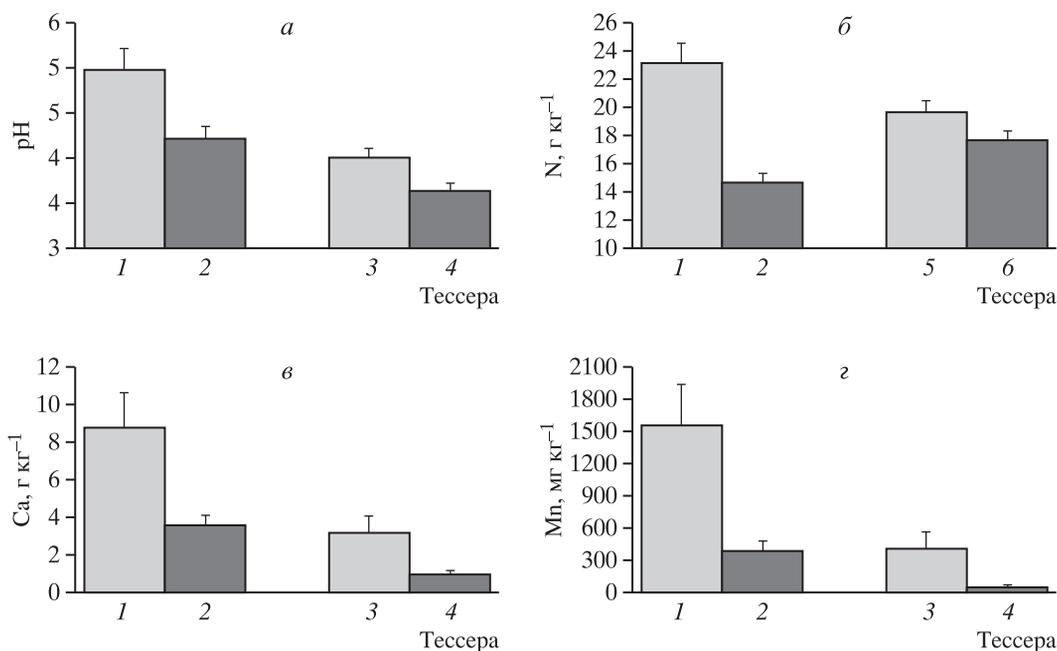


Рис. 1. Кислотность (а), содержание азота (б) и доступных для биоты (ацетатно-аммонийная вытяжка, pH = 4.65) соединений кальция и марганца (в, г) в органических горизонтах почв еловых и сосновых лесов Лапландского (Мурманская обл.), Костомукшского (Карелия), Печоро-Илычского (Коми) заповедников:

Тессеры: Лапландский заповедник (1 – еловая зеленомошно-кустарничковая приствольная, 2 – зеленомошно-кустарничковая); Костомукшский заповедник (3 – еловая зеленомошно-кустарничковая приствольная, 4 – зеленомошно-кустарничковая); Печоро-Илычский заповедник (5 – еловая кустарничково-зеленомошная середина кроны, 6 – кустарничково-зеленомошная).

На рис. 1–4 на планках погрешности показана стандартная ошибка. Все различия достоверны при $p < 0.05$. Методы отбора и анализа образцов детально представлены в [11, 12, 14].

ствует разложению органического вещества на всех стадиях разложения из-за стимуляции роста грибов белой гнили. Накопление марганца также оказывает стимулирующее воздействие на разложение органического вещества из-за увеличения содержания фермента Mn-пероксидазы, отвечающего за разложение лигнина.

Результаты исследований, проведенных нами в ельниках кустарничково-зеленомошных, широко распространенных в тайге, демонстрируют, что самым высоким уровнем содержания общего азота, доступных соединений кальция и марганца характеризуются еловые тессеры по сравнению с межкрановыми кустарничково-зеленомошными (рис. 1). Лишь в ельниках разнотравных почвы еловых тессер сопоставимы по содержанию элементов питания с почвами разнотравных тессер [14]. При этом строение и плотность крон елей влияет на уровень накопления элементов питания и вторичных метаболитов. Так, органические горизонты почв тессер с мертвопокровным пространством под елью с низкой кроной (нижние ветви которой касаются поверхности почвы) характеризуются более высокими уровнями элементов питания по сравнению с тессерами, фор-

мируемыми елью с высоко поднятой кроной и содержащими в напочвенном покрове кустарнички и зеленые мхи (рис. 2). Это обусловлено, прежде всего, количеством осадков, проникающих под ели с разным строением крон. Низкие плотные кроны пропускают значительно меньше осадков, что препятствует выносу элементов питания и вторичных метаболитов. К тому же интенсивность света, проникающего под такие кроны, значительно ниже, что предохраняет от разрушения полифенолы, которые являются хромофорными системами. Это, в свою очередь, способствует секвестрированию азота и других элементов питания. Нами показано, что содержание полифенолов в органических горизонтах почв еловых тессер значительно выше, чем в межкрановых кустарничково-зеленомошных [4].

Очевидно, что угнетенные древесные растения, крона которых отличается небольшими размерами и невысокой плотностью, также могут оказывать отличное от деревьев господствующего полога влияние на плодородие почв.

Вторым важным фактором, определяющим плодородие почв в еловых тессерах, является возраст деревьев. Деревья ели моложе 50 лет ока-

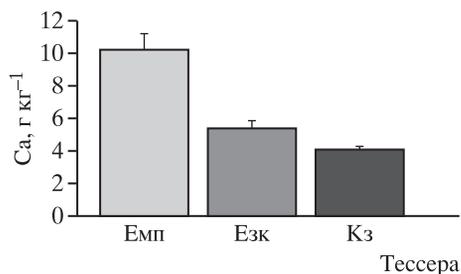


Рис. 2. Содержание доступных соединений кальция в органогенных горизонтах почв ельника зеленомошно-кустарничкового (Мурманская обл.). Тессеры: Емп – еловая мертвopoкpoвная (без растительности в напочвенном покрове, с низкой плотной кроной), Езк – еловая зеленомошно-кустарничковая (с высокой кроной), Кз – кустарничково-зеленомошная.

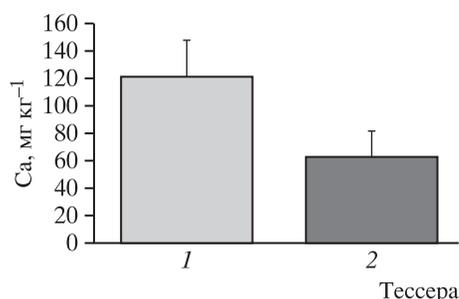


Рис. 3. Содержание доступных соединений кальция в иллювиальных горизонтах почв ельника зеленомошно-кустарничкового (Мурманская область). Тессеры: 1 – еловая середина кроны, 2 – кустарничково-зеленомошная.

зывает подкисляющее воздействие не только на минеральные, но и на органогенные горизонты, что отмечено в работах, описывающих эксперименты "common garden" [29]. Нами в многочисленных работах показано, что ель возраста более 100 лет, напротив, не оказывает подкисляющего воздействия на органогенные горизонты почв, в них накапливаются основания благодаря высокой концентрации кальция в опадающей хвое и низкой плотной кроне ели, пропускающей незначительное количество осадков [11, 14, 15, 19]. Причиной аккумуляции элементов также является высокое содержание вторичных метаболитов, способствующих секвестрированию азота и других элементов питания под старыми деревьями. Нами также установлено влияние доминирующих растений не только в органогенных, но и минеральных горизонтах почв. Содержание элементов питания и углерода оказалось выше в минеральных горизонтах почв еловых тессер по сравнению с межкроновыми (рис. 3) [13, 19]. При этом если кислотность органогенных горизонтов почв в еловых тессерах достоверно ниже, чем в межкроновых кустарничково-зеленомошных, то в минеральных горизонтах наблюдается обратная

картина [13, 19]. Это может быть связано с влиянием неспецифических органических кислот, формирующихся в процессах нейтрализации при взаимодействии кислых кроновых и стволовых вод с солями сильных оснований и органических кислот в органогенных горизонтах почв еловых тессер, благодаря чему не происходит их подкисления [11, 14, 15].

Сосна обыкновенная оказывает сходное с елью сибирской влияние на содержание доступных соединений элементов питания: их содержание в почвах сосновых тессер выше, чем межкроновых кустарничково-лишайниковых. Однако кислотность как органогенных, так и минеральных горизонтов почв сосновых тессер выше, чем межкроновых. Это обусловлено большим количеством осадков, проникающих под ажурные высокие кроны сосны обыкновенной, что способствует вымыванию оснований, а также связано с влиянием органических кислот, поступающих с кроновыми и стволовыми водами. Сходное влияние было отмечено нами и для сосны сибирской [12].

Береза способствует повышению уровня плодородия почв: содержание элементов питания в почвах березовых тессер выше, чем кустарничково-зеленомошных (рис. 4), но оно оказалось сопоставимо с содержанием в почвах разнотравных тессер. Это связано с более высоким содержанием элементов питания в опаде березы по сравнению с опадом кустарничков и зеленых мхов, при этом оно сопоставимо с содержанием в опаде трав.

Результаты наших исследований продемонстрировали, что ель и сосна оказывают разное влияние на биомассу микроскопических грибов: в органогенных горизонтах почв еловых тессер биомасса базидиомицетов была существенно ниже, чем в межкроновых кустарничково-зеленомошных и лишайниково-зеленомошных тессерах, тогда как в сосновых тессерах их биомасса оказалась, напротив, выше, чем в межкроновых. Это связано с высоким содержанием вторичных метаболитов (полифенолов, танинов, лигнин) в опадающей хвое ели, стволовых и кроновых водах, которые оказывают негативное воздействие на развитие базидиомицетов под кронами, несмотря на обогащение почв органическим веществом и элементами питания. Нами показано, что содержание полифенолов в хвое ели было выше, чем в листьях березы, но ниже, чем в листьях вересковых кустарничков [4]. Хотя вересковые кустарнички содержат больше полифенолов, в органогенных горизонтах межкроновых тессер, которые они формируют, полифенолы, являясь хромофорными системами, разрушаются

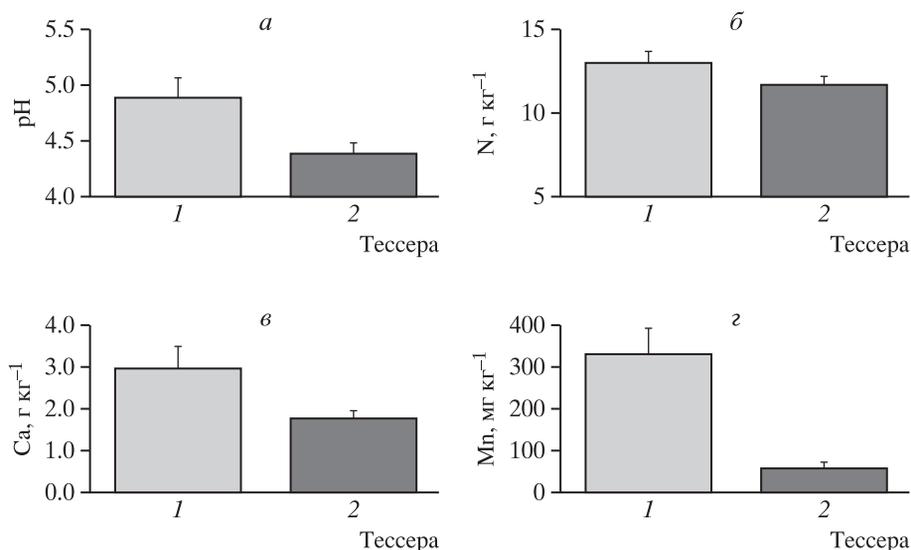


Рис. 4. Кислотность (а) и содержание доступных соединений элементов питания (б–г) в органических горизонтах почв березовых лесов (Мурманская обл.): Тессеры: 1 – березовая зеленомошно-кустарничковая, 2 – зеленомошно-кустарничковая.

под действием света, а под елью сохраняются. В почвах под сосной содержание полифенолов существенно ниже из-за высокой освещенности, способствующей их частичному разрушению, а содержание элементов питания и органического вещества здесь значительно выше, чем в межкрупных тессерах [14, 17, 25].

Исследования структурно-функциональной организации почвенной мезофауны, проведенные в северотаежных лесах Карелии (Костомукшский заповедник), показали, что биомасса почвенной мезофауны достигает $4.9 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ в пойменном березняке долгомошном, тогда как в ельнике кустарничково-сфагновом она не превышала $1.7 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Для ельника и сосняка кустарничково-зеленомошных показатели биомассы почвенной мезофауны варьируют в пределах $0.9\text{--}3.6 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. В исследованных ельниках и сосняке преобладают группы со смешанным типом питания (фито- и зоосапрофаги). В трофической структуре почвенной мезофауны березняка долгомошного доминируют сапрофаги [7, 24].

Результаты наших исследований внутрибиогеоценотического пространственного размещения почвенной мезофауны на этих объектах с учетом доминирующих тессер демонстрируют, что растения влияют на распределение мезофауны, регулируя условия местообитания и формируя опад разного качества. Так, в ельнике кустарничково-сфагновом биомасса мезофауны оказалась выше в почвах еловых тессер, где создаются более благоприятные условия для почвообитающих животных всех трофических групп, по сравнению с межкрупными кустарничково-сфагновыми

тессерами, в которых уровень грунтовых вод оказался слишком высоким (рис. 5). Другим фактором, влияющим на почвенных беспозвоночных, является содержание вторичных метаболитов в растительном опаде и органических горизонтах [45]. В широко распространенном в бореальной зоне типе еловых лесов – ельнике кустарничково-зеленомошном – биомасса всех трофических групп, за исключением зоофагов, выше в межкрупных кустарничково-зеленомошных тессерах, по сравнению с еловыми, отличающимися высоким содержанием вторичных метаболитов, например полифенолов, в опаде и органических горизонтах почв [4]. В сосняке кустарничково-зеленомошном наблюдается сходная картина, но мезофауна под кронами сосны угнетена меньше, ее биомасса значительно выше под кронами деревьев сосны, чем ели, что может быть обусловлено не таким высоким содержанием вторичных метаболитов в органических горизонтах почв сосновых тессер.

Влияние характера опада как объекта питания на обилие мезофауны демонстрирует пример с березняком долгомошным, в котором напочвенный покров в межкрупных пространствах представлен чрезвычайно трудно поддающимися деструкции политриховыми мхами. В этом случае биомасса сапрофагов значительно выше в березовых тессерах. Биомасса *Dendrobaena octaedra*, которая составляет 60% от всей биомассы мезофауны, значительно выше в почвах березовых тессер, где в основном накапливается опад березы (рис. 5).

Таким образом, почвенная биота связана с мозаикой растительного покрова в лесных биогеоценозах. Обнаруживается два варианта простран-

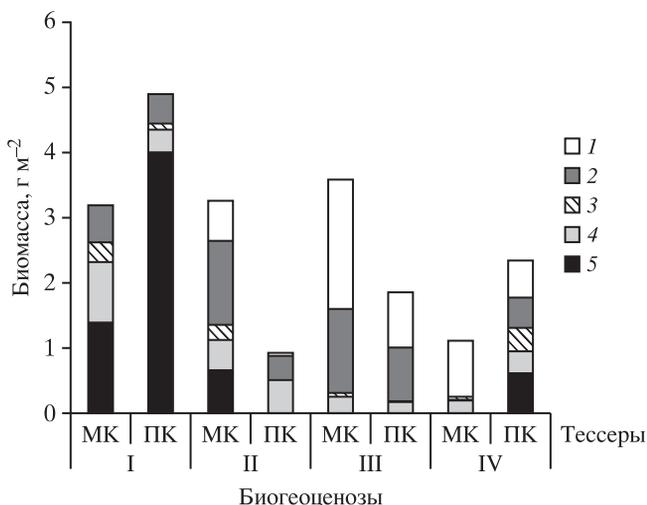


Рис. 5. Трофическая структура почвенной мезофауны (1 – фитофаги, 2 – зоосапрофаги, 3 – фитосапрофаги, 4 – зоофаги, 5 – сапрофаги) на основе показателей биомассы ($\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$) по тессерам в различных типах биогеоценозов подзоны северной тайги. Биогеоценозы: I – березняк долгомошный, II – ельник кустарничково-зеленомошный, III – сосняк кустарничково-зеленомошный, IV – ельник кустарничково-сфагновый. Тессеры: МК – межкروновая, ПК – подкروновая. Методы работы детально представлены в [7].

ственного размещения мезофауны, связанного с тессерами: 1) биомасса мезофауны в еловых и сосновых тессерах значительно ниже, чем в межкروновых кустарничково-зеленомошных; 2) биомасса мезофауны в еловых и березовых тессерах выше, чем в межкроновых. Первый вариант характерен для широко распространенных в бореальной зоне ельников и сосняков кустарничково-зеленомошных. Поскольку содержание азота, углерода, доступных соединений других элементов питания в органогенных горизонтах еловых и сосновых тессер выше, чем межкроновых [14], можно предположить, что основной причиной относительно низкой биомассы в этих древесных тессерах является угнетающее воздействие на почвенную мезофауну вторичных метаболитов, поступающих с опадом, стволовыми и кроновыми водами. Второй вариант реализуется в тех случаях, когда в межкроновых пространствах создаются особенно неблагоприятные условия, связанные с: а – переувлажнением (высоким уровнем грунтовых вод, как в ельнике кустарничково-сфагновом), б – относительно низким качеством опада в межкроновых тессерах, например, опада политриховых мхов, как в березняке долгомошном; сходное влияние можно прогнозировать в березняках кустарничково-зеленомошных, в которых по качеству опада зеленые мхи уступают березе. Можно предположить третий вариант, например, для березняков разнотравных, в которых биомасса мезофауны в древесных и межкроновых

тессерах может не различаться. Следует отметить, что зоофаги не демонстрируют каких-либо устойчивых закономерностей в пространственном размещении, связанном с тессерами.

Динамичность смены тессер обусловлена сменной доминирующей видов растений, обусловленной действием множества антропогенных и природных факторов, а также наличием источников зачатков сменяющихся видов растений на достаточном для их распространения расстоянии [13]. Правомерно предположить, что чем дольше популяции тех или иных видов занимают одни и те же пространства, тем сильнее их эффект на почвы, и более ярко выражены взаимосвязи “растительность – почвенная биота – почва”.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. Мозаичность является фундаментальным свойством лесных биогеоценозов и в значительной степени обусловлена влиянием биоты. Для познания закономерностей функционирования лесных биогеоценозов и прогнозов их развития важной проблемой является исследование взаимосвязей “растительность – почвенная биота-почва”. Нами развиваются представления о тессерах как элементарных единицах лесных биогеоценозов, на уровне которых эти взаимосвязи реализуются. Информативными показателями являются характеристики плодородия почв, включающие содержание элементов питания и вторичные метаболиты. На примере северотаежных лесов и лесов на северном пределе распространения установлено, что почвы еловых, сосновых и березовых тессер богаче элементами питания, чем почвы межкроновых кустарничково-зеленомошных и лишайниково-зеленомошных тессер. Содержание элементов питания в почвах древесных (еловых или березовых) и разнотравных тессер сопоставимо. На примере еловых тессер показано, что уровень кислотности и плодородия почв в древесных тессерах связан с возрастом деревьев, а также с формированием крон различного строения и плотности. Содержание элементов питания и углерода в органогенных и минеральных горизонтах почв еловых тессер увеличивается с возрастом и увеличением размеров и плотности кроны деревьев. Изменение кислотности органогенных горизонтов почв носит нелинейный характер: активно растущие деревья ели с высокой и несформировавшейся кроной способствуют подкислению органогенных горизонтов, а деревья старшего возраста с низкой и плотной кроной оказывают обратное воздействие. При этом минеральные горизонты почв еловых тессер более кислые, чем межкроновых.

На фоне повышенного содержания азота и доступных соединений кальция и марганца в органических горизонтах почв высокое содержание в них вторичных метаболитов, обусловленное составом опада, стволовых и кроновых вод, является причиной относительно низкой биомассы базидиомицетов в еловых тессерах по сравнению с межкроновыми зеленомошно-кустарничковыми. Почвы сосновых тессер, напротив, отличаются высокой биомассой базидиомицетов по сравнению с почвами межкроновых тессер, что связано с оптимальным соотношением содержания элементов питания и вторичных метаболитов в органических горизонтах. Внутробиогеоэкологическое пространственное размещение почвенной мезофауны, за исключением зоофагов, связано с мозаикой растительности. Обнаруживается два варианта пространственного размещения мезофауны: 1) биомасса мезофауны в древесных тессерах значительно ниже, чем в межкроновых; 2) биомасса мезофауны в древесных тессерах выше, чем в межкроновых, в которых формируются особые неблагоприятные условия (например, высокий уровень грунтовых вод или низкое качество опада). Первый вариант продемонстрирован на примерах широко распространенных в бореальной зоне ельнике и сосняке кустарничково-зеленомошных, второй – на примерах ельника кустарничково-сфагнового и березняка политрихового.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барбер С.А. Биологическая доступность питательных веществ в почве. М.: Агропромиздат, 1988. 376 с.
2. Бызова Ю.Б., Уваров А.В., Губина В.Г., Залеская Н.Т., Захаров А.А., Петрова А.Д., Суворов А.А., Воробьева Е.Г. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника. М.: Наука, 1986. 312 с.
3. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. / Отв.ред. Смирнова О.В., Т. 1; Т. 2. М.: Наука, 2004. ISBN – 5-02-033067-1
4. Горбачева Т.Т., Лукина Н.В., Артемкина Н.А. Динамика содержания полифенолов при разложении опада и подстилки в ельниках зеленомошных Кольского полуострова // Лесоведение. 2006. № 3. С. 15–23.
5. Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. “Комаровские чтения” Т. 21. 28 с.
6. Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва – растения. Новосибирск: Наука, 1991. 151 с.
7. Камаев И.О., Рыбалов Л.Б. Зоодиагностика состояния лесных биогеоценозов // Методические подходы к экологической оценке лесного покрова бассейна малой реки. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 131–139.
8. Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. 312 с.
9. Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А. О роли животных в гумусировании почв // Проблемы почвенной зоологии: Матер. II (XII) Всерос. Совещ. по почвенной зоологии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 1999. С. 231.
10. Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Ташинова Л.Н., Руденко Р.Н. Почвенный покров и парцеллярная структура лесного биогеоценоза // Лесоведение. 2007. № 6. С. 107–113.
11. Лукина Н.В., Горбачева Т.Т., Никонов В.В., Лукина М.А. Пространственная изменчивость кислотности AL-Fe-гумусовых подзолов // Почвоведение. 2002. № 2. С. 163–176.
12. Лукина Н.В., Никонов В.В., Исаева Л.Г. Кислотность и питательный режим почв еловых лесов // Коренные еловые леса: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. 298 с.
13. Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва – растительность // Лесоведение. 2010. № 5. С. 45–56.
14. Лукина Н.В., Полянская Л.М., Орлова М.А. Питательный режим почв северотаежных лесов. М.: Наука, 2008. 342 с.
15. Лукина Н.В., Сухарева Т.А., Исаева Л.Г. Техногенные дигрессии и восстановительные сукцессии в северотаежных лесах. М.: Наука, 2005. 245 с.
16. Никонов В.В., Лукина Н.В., Полянская Л.М., Фомичева О.А., Исаева Л.Г., Звягинцев Д.Г. Численность и биомасса почвенных микроорганизмов северотаежных сосновых лесов при пирогенной сукцессии // Почвоведение. 2006. № 4. С. 484–494.
17. Никонов В.В., Лукина Н.В., Смирнова Е.В., Исаева Л.Г. Влияние ели и сосны на формирование первичной продуктивности нижними ярусами хвойных лесов Кольского полуострова // Ботанический журнал, 2002. Т. 87. № 8. С. 112–124.
18. Орлов Д.С. Химия почв. М.: Изд-во Моск.ун-та, 1985. 376 с.
19. Орлова М.А., Лукина Н.В., Никонов В.В. Влияние ели на пространственную изменчивость кислотности подзолов северотаежных лесов // Лесоведение. 2003. № 6. С. 3–11.
20. Покаржевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А. Пространственная экология почвенных животных / Отв. ред. Добровольский Г.В. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 174 с.
21. Пономарева В.В. Теория подзолообразовательного процесса (биохимические аспекты). М.; Л.: Наука, 1964. 380 с.

22. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
23. Раменский Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.
24. Рыбалов Л.Б., Камаев И.О. Структурно-функциональная организация населения почвенной мезофауны болот и заболоченных лесов Северо-Западной Карелии // Почвоведение. (в печати).
25. Фомичева О.А., Полянская Л.М., Никонов В.В., Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г. Численность и биомасса почвенных микроорганизмов в старовозрастных коренных еловых лесах северной тайги // Почвоведение. 2006. № 12. С. 1469–1478.
26. Фридланд В.М. Проблемы географии генезиса и классификации почв. М.: Наука, 1986. 243 с.
27. Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soil // Forest Ecology and Management. 2000. V. 133. P. 13–22.
28. Berkvist B., Folkesson L. The influence of tree species on acid deposition, proton budgets and element fluxes in south Sweden forest ecosystems // Ecol. Bull. 1995. V. 44. P. 90–99.
29. Binkley D., Giardina C. Why do trees affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions // Biogeochemistry. 1998. V. 42. P. 89–106.
30. Coulson S., Hodkinson I., Webb N. Microscale distribution patterns in high Arctic soil microarthropod communities: the influence of plant species within the vegetation mosaic // Ecography. 2003. № 26. P. 801–809.
31. Jenny H. Role of the plant factor in the pedogenic functions // Ecology. 1958. V. 39. № 1. P. 5–16.
32. Jones C., Lawton J., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. V. 69. P. 373–386.
33. Kaagman M., Fanta J. Cyclic succession in heathland under enhanced nitrogen deposition: a case study from the Netherlands. Scripta Geobotanica. 1993. V. 21. P. 29–38.
34. Mathieu J., Grimaldi M., Jouquet P., Rouland C., Lavelle P., Desjardins T., Rossi J.-P. Spatial patterns of grasses influence soil macrofauna biodiversity in Amazonian pastures // Soil Biology and Biochemistry. 2009. V. 71. P. 586–593.
35. Miles J. The pedogenic effects of different species and vegetation types and the implications of succession // J. of Soil Science. 1985. V. 36. P. 571–584.
36. Nasholm T., Ekblad A., Nordin A., Giesler R., Hogberg M., Hogberg P. Boreal forest plants take up organic nitrogen // Nature. 1998. V. 392. P. 914–916.
37. Nihlgard B. Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, South Sweden. Oikos. 1971. V. 22. P. 195–207.
38. Northup B.K., Brown J.R., Holt J.A. Grazing impacts on the spatial distribution of soil microbial biomass around tussock grasses in a tropical grassland // Applied Soil Ecology. 1999. № 13. P. 259–270
39. Northup R.R., Dahlgren R.A., McColl J.G. Polyphenols as regulators of plant–litter–soil interactions in northern California’s pigmy forest: A positive feedback? // Biogeochemistry. 1998. № 42. P. 189–220.
40. Persson T. Influence of soil animals on nitrogen mineralization // New trends in soil biology. Dieu-Brichart, Louvain-la-Neuve. 1983. P. 117–126.
41. Ponge J.-F. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity // Soil Biology and Biochemistry. 2003. V. 35. P. 935–945
42. Read D.J. The biology of mycorrhiza in the Ericales // Canadian Journal of Botany. 1983. № 61. P. 985–1004.
43. Read D., Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance?. New Phytologist. 2003. V. 157. P. 475–492. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x.
44. Salemaa M., Monni S. Copper resistance of the evergreen dwarf shrub *Arctostaphylos uva-ursi*: an experimental exposure // Environmental Pollution. Elsevier. 2003. V. 126, № 3. P. 435–443(9)
45. Scheu S., Ruess L., Bonkowski M. Interactions between micro-organisms and soil micro- and mesofauna // Microorganisms in soils: roles in genesis and functions. / Eds. Buscot F., Varma A. Springer. 2005. P. 253–275.
46. Spetch R.L. Micro – environment (soil) of natural plant community // Proceedings of Canberra Symposium. Paris. 1958. P. 150–155.

Forest Ecosystem Mosaics and Soil Fertility

M. A. Orlova, N. V. Lukina, I. O. Kamaev, V. E. Smirnov, T. V. Kravchenko

The concept of forest ecosystem mosaics specified by the biota effects is developed. Tessera is considered as an elementary unit of forest ecosystem, on the level of which the relationships “vegetation–soil biota–soil” are realized. A diagnostic criterion for soil fertility connecting plants and soil biota is the litter quality. The spatial distribution of the soil biota within the forest ecosystem is shown to be related to vegetation mosaics. The content of available nutrients (ammonium acetate extract, pH = 4.65) and that of secondary metabolites in the soil organic horizons are informative indices for forest soil fertility.